

Lintujen homoseksuaalinen käyttäytyminen

Tuulia Tuomaala

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma, ekologia

Oulun yliopisto

Tammikuu 2020

Sisällysluettelo

1. Johdanto.....	3
2. Homoseksuaalisen käyttäytymisen syyt ja mekanismit	4
2.1 Evolutiiviset syyt.....	5
2.1.1 Adaptiiviset syyt	5
2.1.2 Nonadaptiiviset syyt.....	7
2.2 Proksimaattiset syyt eli mekanismit.....	8
3. Homoseksuaalinen käyttäytyminen linnuilla	9
3.1 Pingviinit	11
3.2 Havaijinalbatrossit	12
3.3. Seeprapeipot.....	13
3.4. Kyyhkyt.....	14
3.5. Undulaatit.....	15
3.6. Valkoiibikset	16
4. Yhteenvedo ja pohdinta.....	17
5. Lähteet	19

1. Johdanto

Eläinten homoseksuaalista käyttäytymistä pidetään evolutiivisena paradoksina (Poiani, 2010). Darwinin evoluutioteorian mukaan niiden yksilöiden geenit yleistyvät, jotka tuottavat mahdollisimman paljon elinvoimaisia jälkeläisiä (Sommer & Vasey, 2006). Evolutiivisesta näkökulmasta katsottuna on kummallista, että eläimillä esiintyy seksuaalista käyttäytymistä, joka ei voi johtaa lisääntymiseen (Bailey & Zuk, 2009). Kuitenkin homoseksuaalinen käyttäytyminen on eläinmaailmassa hyvin yleistä varsinkin sosiaalisilla eläimillä (Poiani, 2010), ja sitä on dokumentoitu sekä vankeudessa että luonnossa useilla eri lajeilla (Elie, Mathevon & Vignal, 2011). Baileyn ja Zukin (2009) mukaan sitä esiintyy niin nisäkkäillä, linnuilla, matelijoilla, nilviäisillä, sammakkoeläimillä kuin hyönteisilläkin. Linnuista homoseksuaalista käyttäytymistä on havainnointu yli 130 lajilla (MacFarlene, Blomberg & Vasey, 2010), joihin kuuluvat muun muassa sinisorsat, harmaahaikarat, tuulihaukat, harakat, mustajoutsenet ja merihanhet (MacFarlene, Blomberg, Kaplan & Rogers, 2007).

Mutta mitä homoseksuaalinen käyttäytyminen tarkalleen ottaen on ja mikä lasketaan seksuaaliseksi käyttäytymiseksi? Baileyn ja Zukin (2009) mukaan seksuaalinen käyttäytyminen käsittää kaiken pariutumiseen ja soitimeen liittyvän vuorovaikutuksen. Homoseksuaalisessa käyttäytymisessä tämä tapahtuu kahden tai useamman samaa sukupuolta olevan yksilön välillä riippumatta yksilöiden mahdollisista motiiveista (MacFarlene ym, 2010). Poiani (2010) tiivistää asian näin: ”Homoseksuaaliseksi käyttäytymiseksi lasketaan kaikki seksuaalinen tai seksuaalista alkuperää oleva vuorovaikutus, joka tapahtuu kahden tai useamman saman sukupuolen yksilön välillä.”

Homoseksuaaliseksi käyttäytymiseksi voidaan laskea parisidos (pair-bonding), saman sukupuolen välinen soidin ja parittelu (Bailey & Zuk, 2009). Saman sukupuolen soidinmenoissa voi esiintyä muun muassa synkronoituja liikkeitä, lahjanantoseremonioita ja soidinareenoja. Saman sukupuolen yhdynnässä lintujen kloaakit ovat yleensä kosketuksissa toisiinsa. Soitimeksi katsotaan kuuluvan kaikki käytös, joka voi johtaa paritteluun (MacFarlene ym., 2010). Parisidoksella tarkoitetaan kestäväää, molempia osapuolia hyödyttävää suhdetta kahden toistensa kanssa lisääntyvän yksilön välillä. Parisidosta kuvailevat yhteistyö ja jaettu jälkeläishoito yksilöiden välillä (Bailey & Zuk, 2009). Parisidoksen yhteydessä esiintyy usein muutakin seksuaalikäyttäytymistä (MacFarlene ym, 2010).

Homoseksuaalista käyttäytymistä ei tule sekoittaa homoseksuaalisuuteen. Seksuaalinen suuntautuminen tarkoittaa pysyvää seksuaalista mieltymystä tiettyä sukupuolta kohtaan (Bailey & Zuk, 2009). Esimerkiksi homoseksuaalisuus määritellään seksuaaliseksi suuntautumiseksi, jossa yksilö tuntee seksuaalista viehätystä samaa sukupuolta olevia yksilöitä kohtaan (Poiani, 2010). Seksuaalinen suuntautuminen ei liity seksuaaliseen käyttäytymiseen ja termiä käytetään lähinnä vain ihmisistä puhuttaessa. Termiä ei käytetä senkään takia, että on mahdotonta sanoa, mitä kohtaan eläimet ”tuntevat viehätystä” (Bailey & Zuk, 2009). Esimerkiksi yksilö, joka yleensä käyttäytyy heteroseksuaalisesti, mutta vastakkaisen sukupuolen yksilöiden puuttuessa käyttäytyy seksuaalisesti samaa sukupuolta olevaa yksilöä kohtaan, ei ole homoseksuaali (Poiani, 2010).

2. Homoseksuaalisen käyttäytymisen syyt ja mekanismit

Julkaistu tutkimusaineisto koskien eläinten homoseksuaalista käyttäytymistä keskittyy lähes täysin kahteen eri aihealueeseen. Ensimmäinen aihealue käsittelee homoseksuaalisen käyttäytymisen mahdollista adaptiivista merkitystä yksilön kelpoisuudelle: ultimaattisia eli evolutiivisia syitä (Bailey & Zuk, 2009). Toinen aihealue kuvaa niitä proksimaattisia mekanismeja, jotka ovat eläinten homoseksuaalisen käyttäytymisen perustana. Proksimaattiset mekanismit tarkoittavat esimerkiksi neurologisia, geneettisiä, hormonaalisia ja sosiaalisia tekijöitä eläinten homoseksuaalisen käyttäytymisen takana. Proksimaattiset syyt vastaavat kysymykseen ”miten?” ja ultimaattiset syyt kysymykseen ”miksi?” (Sommer & Vasey, 2006).

Oletuksena on, että homoseksuaalinen käyttäytyminen parantaa jollain tavalla yksilön kelpoisuutta, koska homoseksuaalista käyttäytymistä esiintyy eri eläinlajeilla ja se on säilynyt sukupolvesta toiseen. On kuitenkin erittäin epätodennäköistä, että eläinten homoseksuaaliselle käyttäytymiselle on olemassa vain yksi universaali selittävä mekanismi tai tekijä (Poiani, 2010). Tutkijoiden yritys löytää perimmäisiä syitä eläinten homoseksuaaliselle käyttäytymiselle on johtanut useisiin eri selitysmalleihin (Jankowiak, Tryjanowski, Hetmański & Skórka, 2018). Esimerkiksi pelkästään Aldo Poiani (2010) listaa kirjassaan jopa 76 eri hypoteesia homoseksuaaliselle käyttäytymiselle. Niistä osa tosin menee osittain päällekkäin ja hypoteesit ovat verrattavissa toisiinsa. Hypoteesit ovat jakautuneet adaptiivisiin ja nonadaptiivisiin sen mukaan, onko homoseksuaalisesta käyttäytymisestä jotain hyötyä yksilön kelpoisuudelle (Bailey & Zuk,

2009). Todennäköisimmin homoseksuaalinen käyttäytyminen on multikausaalista, eli sitä selittävät useat eri tekijät (Poiani, 2010). Tässä luvussa esittelen vain kaikista yleisimmät ja eniten kirjallisuudessa esiintyvät hypoteesit.

2.1 Evolutiiviset syyt

2.1.1 Adaptiiviset syyt

Hypoteeseja, jotka selittävät homoseksuaalisen käyttäytymisen mahdollisia hyötyjä yksilön kelpoisuudelle on runsaasti, ja ne vaihtelevat paljon eri lajien välillä (Bailey & Zuk, 2006). Adaptiiviset hypoteesit perustuvat siihen, että eläinten homoseksuaalinen käyttäytyminen on luonteeltaan sosioseksuaalista ja että käytöksestä on yksilölle jotain hyötyä. Käytös tukee jotain yksilön kelpoisuutta parantavaa sosiaalista tavoitetta tai lisääntymisstrategiaa (Sommer & Vasey, 2006). Yleisimpiä adaptiivisia hypoteeseja ovat esimerkiksi ”social glue”, ”intrasexual conflict” ja ”practise” -hypoteesit (Bailey & Zuk, 2009). Muita yleisiä hypoteeseja ovat ”sex ratio bias” -hypoteesi (MacFarlane ym., 2007 ; Poiani, 2010) sekä ”alloparental care” -hypoteesi (Sommer & Vasey, 2006 ; Jankowiak ym., 2018). Usein samaa tarkoittava hypoteesi esiintyy eri nimillä kirjoittajasta riippuen.

”Social glue” -hypoteesin mukaan homoseksuaalinen käyttäytyminen vahvistaa eläinten välisiä suhteita ja sidoksia. Hypoteesin mukaan käyttäytyminen vähentää yksilöiden välisiä jännitteitä ja estää konfliktien syntymistä. Kun konflikteja syntyy, homoseksuaalinen käyttäytyminen auttaa välien sovittelussa ja toimii näin rauhanteon välineenä. ”Social glue” -hypoteesi pätee esimerkiksi pullokuonodelfiineihin ja japaninmakakeihin, sekä linnuista terhotikkoihin (Bailey & Zuk, 2009). Hypoteesin alle voidaan laittaa myös Sommerin ja Vaseyn (2006) mainitsema ”reconciliation”, ”social bonding” ja ”alliance formation” -hypoteesit, jotka eroavat vain hiukan toisistaan. ”Reconciliation” -hypoteesin mukaan homoseksuaalinen käyttäytyminen vahvistaa ja korjaa yksilöiden välejä konfliktien jälkeen. ”Social bonding” ja ”alliance formation” -hypoteesit ovat toisiinsa verrattavissa: niiden mukaan homoseksuaalinen käyttäytyminen vahvistaa yksilöiden välistä suhdetta ja pitkän ajan parisidosta.

”Sukupuolten välinen konflikti” -hypoteesin (intrasexual conflict hypothesis) mukaan homoseksuaalinen käyttäytyminen toimii vallankäytön välineenä sukupuolten välillä. Käyttäytyminen toimii dominanssin luojana ja ylläpitäjänä hierarkkisissa suhteissa (Bailey & Zuk, 2009). ”Dominance expression” -hypoteesi tarkoittaa käytännössä samaa asiaa: homoseksuaalinen

käyttäytyminen voi ilmaista yksilön sosiaalista statusta ja estää yksilöiden välisen aggressiivisen käyttäytymisen. Parittelussa päälle käyvä osapuoli osoittaa dominanssia suhteessa astuttavaan osapuoleen, joka alistuu (Sommer & Vasey, 2006). Hypoteesi pätee esimerkiksi amerikkaniisoneihin (Bailey & Zuk, 2009).

Harjoittelu-hypoteesin (practise hypothesis) mukaan nuorten koiraiden välinen homoseksuaalinen käyttäytyminen parantaa koiraiden parittelu-, soidin- tai muita seksuaalitaitoja ja parantaa näin koiraiden lisääntymismenestystä myöhemmin, kun naaraita on saatavilla. Hypoteesi pätee mahdollisesti esimerkiksi flamingokoiraisiin, joille aiemmasta homoseksuaalisesta käyttäytymisestä on hyötyä reviirialueen hankinnassa (Bailey & Zuk, 2009). Sommerin ja Vaseyn (2006) mukaan nuorilla yksilöillä harjoittelu ilmenee usein leikin yhteydessä. Homoseksuaalisen käyttäytyminen vahvistaa yksilöiden sosiaalisia ja motorisia taitoja, joita tarvitaan myöhemmin heteroseksuaalisissa interaktioissa.

Vinoutuneen sukupuolijakauman hypoteesin (sex ratio bias hypothesis) mukaan populaation vinoutunut sukupuolijakauma aiheuttaa homoseksuaalista parittelukäyttäytymistä, kun vastakaisen sukupuolen yksilöitä ei ole riittävästi. Lajeilla, joilla esiintyy parisidosta, vinoutunut sukupuolijakauma erityisesti lisääntymisajankohtina voi johtaa parittelukäyttäytymisen lisäksi saman sukupuolen parisidoksen syntymiseen (Poiani, 2010). Hypoteesi pätee varsinkin sosiaalisesti monogamisten lintulajien naarailla, joiden ei ole mahdollista kasvattaa poikasia yksin. Tällöin naaraiden kannattaa mieluummin pariutua ja kasvattaa poikaset toisen naaraan kanssa, kuin olla yksin. Hypoteesin avulla voidaan selittää muun muassa havaijinalbatrossinaaraiden käytöstä, josta kerrotaan myöhemmin tarkemmin omassa kappaleessaan (MacFarlane ym., 2007). Poiani (2010) kuitenkin huomauttaa, että parisidoksessa yksilöiden välillä täytyy esiintyä seksuaalista käyttäytymistä, jotta niiden voidaan ajatella käyttäytyvän homoseksuaalisesti. Pelkkä jälkeläisten yhteiskasvatus ei riitä tähän.

Jälkeläishoito-hypoteesi (alloparental care hypothesis) muistuttaa paljon vinoutuneen sukupuolijakauman hypoteesia. Sen mukaan varsinkin monogamisten lajien naarailla homoseksuaalinen käyttäytyminen, tarkemmin sanottuna parisidos ja jaettu poikashuolto, toimii vaihtoehtoisena lisääntymisstrategiana, jos uroksia ei ole saatavilla. Saman sukupuolen välinen parisidos ja poikasten yhteishuoltajuus lisää naaraiden kelpoisuutta, sillä poikasten selviytymismahdollisuudet paranevat (Jankowiak ym., 2018). Sommerin ja Vaseyn (2006) mukaan yksilö saattaa ”lahjoa” toista saman sukupuolen edustajaa seksuaalisella mielihyvällä, jolloin toinen jatkaa todennäköisemmin yksilön jälkeläisten hoitoa.

2.1.2 Nonadaptiiviset syyt

Jos homoseksuaalista käyttäytymistä ei voida selittää adaptiivisesta näkökulmasta, sopivat niihin nonadaptiiviset syyt, joita ovat esimerkiksi Baileyn ja Zukin (2009) listaamat ”mistaken identity” -hypoteesi, ”prison effect” -hypoteesi, ”maladaptation”-hypoteesi sekä Fredrickin ja Jaysenan (2011) ”intoxication”-hypoteesi.

”Mistaken identity” eli ”virheellinen tunnistus” -hypoteesin mukaan koiraat eivät erota toisia koiraita naaraista, mikä johtaa homoseksuaaliseen käyttäytymiseen. Käytös syntyy siis vahingossa, kun yksilö ei erota sukupuolia toisistaan. Käytöstä esiintyy varsinkin seksuaalisesti monomorfisilla lajeilla (Poiani, 2010). Suurin osa tapauksista, joihin ei sovi adaptiivinen hypoteesi, selittyy ”mistaken identity” -hypoteesilla. Hypoteesi on syynä usein varsinkin selkärangattomien, mutta myös muiden eläinten, kuten keltakirjoahvenen (*Etroplus maculatus*) homoseksuaaliseen käyttäytymiseen (Bailey & Zuk, 2009). Myös joidenkin seksuaalisesti monomorfisten lintujen, kuten kuningaspingviinin (*Apelodytes patagonius*) ja ruokin (*Alca torda*) koiraiden homoseksuaalisen käyttäytymisen syyksi on epäilty niiden kykyä olla erottamatta sukupuolia toisistaan. Tämä on todistettu vääräksi, eli linnuilla kyseinen hypoteesi ei yleensä selitä homoseksuaalista käyttäytymistä (Wagner, 1996 ; Pincemy, Jobson & Jouventin, 2010).

”Prison effect” eli ”vankilaeffekti” tai toiselta nimeltään myös ”heterosexual deprivation” -hypoteesin mukaan yksilön homoseksuaalinen käyttäytyminen johtuu vastakkaisen sukupuolen yksilöiden vähäisestä lukumäärästä, kun populaation sukupuolijakauma on vinoutunut. Hypoteesi pätee esimerkiksi hentosudenkorentokoiraisiin sekä koiraskyyhkyihin (*Columba livia f. urbana*) (Bailey & Zuk, 2009 ; Jankowiak ym., 2018). Hypoteesi eroaa muista, vinoutuneessa sukupuolijakaumassa pätevistä adaptiivista hypoteeseista siinä, että homoseksuaalisesta käyttäytymisestä ei ole yksilön kelpoisuudelle minkäänlaista hyötyä vaan enemmänkin haittaa, jolloin homoseksuaalinen käyttäytyminen on evolutiivisesti epävakaa ja väliaikainen ilmiö (Jankowiak ym., 2018).

”Maladaptation” eli ”huonon sopeutumisen” hypoteesin mukaan homoseksuaalista käyttäytymistä esiintyy yksilöillä, jotka ovat huonosti sopeutuneita ympäristöönsä (Bailey & Zuk, 2009). Hypoteesin mukaan homoseksuaalinen käyttäytyminen heikentää yksilön kelpoisuutta, jolloin se johtaa vastavalintaan ja monesti sitä esiintyy epänormaaleissa olosuhteissa, kuten vankeudessa. Kuitenkin vankeuden aiheuttama homoseksuaalinen käyttäytyminen on harvinaista, ja

ylipäättään ”maladaptation” -hypoteesi on harvoin syynä eläinten homoseksuaaliseen käyttäytymiseen, vankeudessa tai luonnossa. Yleensä käytökselle löytyykin adaptiivinen selitys (Sommer & Vasey, 2006).

”Intoxication” eli ”myrkytys”-hypoteesin mukaan luonnossa esiintyvälle myrkyllisille metyylielohopealle altistuminen johtaa homoseksuaaliseen käyttäytymiseen valkoiibiksillä ja mahdollisesti muillakin metyylielohopealle altistuvilla lintulajeilla (Fredrick & Jaysena, 2011). Metyylielohopean vaikutuksista eläinten käyttäytymiseen kerrotaan tarkemmin luvussa 3.6.

2.2 Proksimaattiset syyt eli mekanismit

Erilaisia proksimaattisia syitä eli geneettisiä, neurologisia, hormonaalisia ja sosiaalisia mekanismeja eläinten homoseksuaalisen käyttäytymisen takana on tutkittu usein mallilajeilla, kuten banaanikärpäsellä (*Drosophila melanogaster*) tai seeprapeipolla (*Taenogynia guttata*). Kaikki tutkimukset eivät koske ainoastaan homoseksuaalista käyttäytymistä, vaan muutkin seksuaalikäyttäytymistä käsittelevät tutkimukset ovat auttaneet ymmärtämään paremmin homoseksuaalisen käyttäytymisen geneettisiä ja fysiologisia taustoja (Bailey & Zuk, 2009).

Poianin (2010) kirjassa on lista yhteensä 21 erilaisesta proksimaattisesta hypoteesista, joiden avulla voidaan selittää homoseksuaalista käyttäytymistä. Tällaisia hypoteeseja ovat esimerkiksi ”high mutation rate” -hypoteesi, jonka mukaan neuroendokriinisiin prosesseihin yksilön aikaisessa kehitysvaiheessa vaikuttavat ja siten homoseksuaaliseen käytökseen vaikuttavat alleelit toistuvat populaatiossa mutaation seurauksena. Useita geenien lokuksia on joko indentifioitu tai hypotisoitu kontrolloivan homoseksuaalisen käyttäytymisen ilmenemistä monilla eri eläimillä. Esimerkiksi banaanikärpäsillä tietyn geenin mutaatiot vaikuttavat koiraiden homoseksuaaliseen käyttäytymiseen (Bailey & Zuk, 2009)

Hormonit, erityisesti steroidit saattavat vaikuttaa homoseksuaalisen käyttäytymisen kehittymiseen varsinkin aikaisessa kehitysvaiheessa. Myös suuret aivot lisäävät homoseksuaalisen käyttäytymisen esiintyvyyttä (large brain hypothesis); tämä on odotettavaa varsinkin sosiaalisilla lajeilla, joilla kyseinen käyttäytyminen on sosioseksuaalista (Poiani, 2010). Elizabeth Adkins-Reagan (2002) tutki sosiaalisilla seeprapeipoilla tapahtuvan seksuaali- ja parinvalinnan taustalla olevia hormonaalisia ja sosiaalisia tekijöitä. Hän huomasi, että naarailla, joita käsiteltiin alkiovaiheessa estrogeenin inhibiittoreilla, esiintyi maskuliinisia piirteitä ja ne pariutuivat mie-

luummin naaraiden kanssa, vaikka koiraitakin olisi ollut vapaana. Lisäksi seksuaalikäyttäytymiseen vaikutti sosiaalinen konteksti, jossa linnut elivät: koiraiden poistaminen nuorten naaraiden häkeistä muutti naaraiden preferenssiä puolison sukupuolen suhteen

Neurobiologisen tutkimuksen mukaan frettiuroksille hypothalamuksen alueelle tuotettu hermo-
solujen tuhoutumista aiheuttava vamma saa ne suosimaan toisia uroksia partnereinaan (Sommer & Vasey, 2006). Tutkimukset siitä, miten neurofysiologiset tekijät vaikuttavat seksuaalisen mieltymyksen syntyyn yhdellä malliorganismilla eivät välttämättä ole verrannollisia lajien välillä, mutta voivat auttaa tunnistamaan yleisiä mekanismeja muilla lajeilla (Bailey & Zuk, 2009).

3. Homoseksuaalinen käyttäytyminen linnuilla

Homoseksuaalinen käyttäytyminen on harvinaista linnuilla, mikä johtunee siitä, ettei asiaa ole juurikaan tutkittu useimmilla lajeilla. Se on yleistä vain 15 %:lla lintulajeista, joilla homoseksuaalista käyttäytymistä on dokumentoitu (MacFarlene ym., 2010). Lisäksi käyttäytymisessä on suuria eroja eri lintulajien välillä. Osalla lajeista esiintyy vain soidinkäyttäytymistä, osalla vain parittelukäyttäytymistä ja osalla kumpaakin (MacFarlene ym., 2007). Suurimmalla osalla linnuista, joilla esiintyy homoseksuaalista käyttäytymistä, esiintyy myös samanaikaista tai peräkkäistä heteroseksuaalista käyttäytymistä. Kuitenkin poikkeuksiakin löytyy ja on yksittäisiä lajeja, joilla esiintyy pitkän ajan pari-sidosta saman sukupuolen yksilöiden välillä ja/tai muuta pitkäaikaista homoseksuaalista käyttäytymistä. Tällaista esiintyy varsinkin sosiaalisesti monogamisilla lajeilla kuten esimerkiksi havaijinalbatrosseilla (*Phoebastria immutabilis*) ja merihanhilla (*Anser anser*) (MacFarlene ym., 2010).

Monogamialla eli yksiavioisuudella tarkoitetaan tilannetta, jossa koiras ja naaras parittelevat ainoastaan toistensa kanssa joko yhden tai useamman lisääntymiskauden ajan (Davies, Krebs & West, s. 255, 2012). Monogamiassa naaras ja koiras elävät läheisesti yhdessä ja jakavat saman reviirin (Elie ym., 2011). Yleensä molemmat vanhemmat myös osallistuvat jälkeläishoittoon (Davies ym., s. 255, 2012). Linnuista suurin osa, jopa 90% lajeista on sosiaalisesti monogamiaa (Davies ym., s. 264, 2012). Polygamia taas on yleistermi sille, että yksilöllä on useampi kuin yksi kumppani. Polygyniassa koiraalla on useita eri parittelukumppaneita ja polyandriassa päinvastoin naaraalla. Polygamisilla lajeilla yleensä vain naaras osallistuu jälkeläishoittoon (Davies ym., s. 255, 2012).

Linnuilla homoseksuaalisen käyttäytymisen eroaa usein eri sukupuolten välillä saman lajin sisällä. Joillain lajeilla homoseksuaalista käyttäytymistä esiintyy molemmilla sukupuolilla ja osalla lajeista vain toisen sukupuolen edustajilla. Homoseksuaalisen käyttäytymisen yleisyys eri sukupuolilla riippuu lajin pariutumisjärjestelmästä sekä sukupuolten osallisuudesta jälkeläishoitoon. Naarailla homoseksuaalista käyttäytymistä esiintyy varsinkin monogaamisilla lajeilla eikä sitä esiinny lähes ollenkaan polygaamisten, etenkin polygynisten lajien naarailla. Koirilla samaan sukupuoleen kohdistuvaa käyttäytymistä esiintyy sekä poly- että monogaamisilla lajeilla, mutta päinvastoin kuin naarailla, koirilla se on yleisempää polygamisilla lajeilla. Polygamian yleistyessä myös koiraiden homoseksuaalinen käyttäytyminen yleistyy. Kuitenkin on olemassa myös monogamisia lajeja, joilla esiintyy koiraiden välistä parisidosta. Tällaisia lajeja ovat esimerkiksi merihanhi ja mustajoutsen. (MacFarlene ym., 2007)

Pariutumisjärjestelmien lisäksi homoseksuaalisen käyttäytymisen yleisyyteen vaikuttaa naarailla poikasten kehittyneisyys kuoriutumisvaiheessa. Naarailla sosiaalinen monogamia yhdistettynä poikasten aikaiseen kehittymiseen kuoriutuessa lisää homoseksuaalisen käyttäytymisen yleisyyttä. Monogamisilla lintulajeilla poikasten aikainen kehittyneisyys on harvinaista, ja useimmilla lajeilla poikaset ovatkin täysin autettavia kuoriuduttuaan, eivätkä pärjää omillaan (MacFarlene ym. 2007). Linnuilla poikasten kehittyneisyys kuoriutuessa vaihtelee hyvin paljon eri lajien välillä: kehittymättömät (altricial) poikaset ovat sokeita ja täysin autettavia. Kehittyneet (precocial) poikaset taas muistuttavat heti kuoriuduttuaan aikuisia eivätkä juuri tarvitse huolenpitoa (Starck, s. 4-5, 1998).

Naarailla homoseksuaalisen käyttäytymisen yleisyyttä monogamisilla lajeilla selittävät mahdollisesti naaraiden sitoutuminen yhteisvanhemmuuteen (bi-parental care) sekä vinoutunut sukupuolijakauma, kun koiraita ei riitä kaikille (MacFarlene ym. 2007). Monogamisten naaraiden homoseksuaalista käytöstä selittääkin alloparenting-hypoteesi, jonka mukaan naaraan on parempi muodostaa pari toisen naaraan kanssa, kuin olla lisääntymättä lainkaan tai lisääntyä yksin, sekä sex ratio bias -hypoteesi, kun sukupuolijakauma on vinoutunut (MacFarlene ym. 2007 ; Jankowiak ym. 2018). Polygamisilla lajeilla yhteishuoltajuutta ei esiinny, joten naaraiden homoseksuaalinen käyttäytyminenkin on harvinaisempaa (Jankowiak ym. 2018). Lisäksi polygamisilla lajeilla naaraat elävät hajallaan eivätkä juuri ole tekemisissä toistensa kanssa lisääntymiskaudella, mikä myös selittää homoseksuaalisen käyttäytymisen harvinaisuutta polygamisten lajien naarailla (MacFarlene ym. 2007). Monogamisten lajien naaraiden tarvitsee investoida jälkeläishoitoon polygamisten lajien naaraita vähemmän, ja tämä yhdistettynä kuoriutuneiden poikasten kehittyneisyyteen vähentää entisestään jälkeläishoidon tarvetta. Tällöin naaras voi

käyttää enemmän resursseja lisääntymiseen, mikä lisää homoseksuaalisen käyttäytymisen yleisyyttä (MacFarlene ym. 2010).

Koirilla sosiaaliset ympäristöt, joissa koirat ovat toistensa läheisyydessä ja kerääntyvät esimerkiksi yhteissoittimeen tai soidinareenoille saattavat selittää homoseksuaalisen käyttäytymisen yleisyyttä polygynisillä lajeilla, kun koiraita on paljon suhteessa naaraisiin. Polygynisillä lajeilla naaraat valitsevat ja koirat kilpailevat naaraista. Näillä lajeilla lähinnä koirat tekevät suurimman osan parittelualoitteista, joten siksi myös koiraiden homoseksuaalinen käyttäytyminen on yleisempää. Polygaamisien lajien koirilla varsinkin homoseksuaalinen parittelukäyttäytyminen on yleistä ja se voi liittyä esimerkiksi yritykseen parantaa yksilöiden välisiä sosiaalisia suhteita tai esiintyä hierarkian ja dominanssin määrittelyn välineenä (MacFarlene ym. 2007). Myös muilla kuin linnuilla koiraiden välinen homoseksuaalinen käytös liittyy usein aggressiivisiin ja dominoiviin interaktioihin (Bailey & Zuk, 2009). Polygamisten lajien koirat eivät osallistu jälkeläishoitoon, mikä lisää homoseksuaalisen käyttäytymisen yleisyyttä. Yhteenvetona voidaan todeta, että mitä vähäisempää on yksilön osallistuminen jälkeläishoitoon, sitä yleisempää homoseksuaalinen käyttäytyminen on. Homoseksuaalinen käyttäytyminen yleistyy, kun tapahtuu vaihtokauppa jälkeläishoidon ja mahdollisuuden lisääntyä välillä (MacFarlene ym. 2010).

Tässä luvussa käydään läpi homoseksuaalista käyttäytymistä ja käyttäytymisen syitä eri esimerkkilajeilla. Esimerkkilajeina toimivat pingviinit, havaijinalbatrossit, seeprapeipot, kyyhkyt, undulaatit ja valkoiibikset. Valitsin nämä lajit siksi, että niistä löytyi suhteellisen tuoreita sekä luotettavia tutkimuksia.

3.1 Pingviinit

Pingviineillä havainnoitiin homoseksuaalista käyttäytymistä jo 1940-luvulla, kun ne esittivät soidinesityksiä samaa sukupuolta oleville lajitovereilleen. Tällöin esitettiin hypoteesi, että sukupuolimonomorfiset eli ulkonäöltään samanlaiset koiras- ja naaraspingviinit eivät erota toistensa sukupuolta, ja tämä johtaa homoseksuaaliseen käyttäytymiseen. Tätä kutsutaan ”sukupuolen tunnistuksen yritys- ja erehdys” -hypoteesiksi (trial-and-error sex recognition hypothesis) (Pincemy, Jobson & Jouventin, 2010). Pincemy ja muut (2010) päättivät tutkia tämän hypoteesin paikkansapitävyyttä ja tarkastelivat homoseksuaalista käyttäytymistä kuningaspingviineillä.

Kuningaspingviini (*Aptenodytes patagonicus*) on sosiaalisesti monogaminen ja sukupuolisesti monomorfinen laji. Sekä naaras että koiras osallistuvat jälkeläishoitoon. Kuningaspingviinit kuitenkin yleensä vaihtavat kumppania aina edellisen poikasen vieroittauduttua niistä. Pincemy ym. (2010) tutkivat villeinä Kerguelenin saaristossa elävien kuningaspingviinien parinvalintaa. Tutkimuksessa havaittiin, että samaan sukupuoleen kohdistuva soidin oli yleistä ja sitä tapahtui 28 %:lla yksilöistä, joilla esiintyi soidinkäyttäytymistä. Suurin osa samaan sukupuoleen kohdistuvasta soitimesta tapahtui kahden koiraan välillä. Jotkin homoseksuaalisesti käyttäytyvistä koiraista pariutuivat myöhemmin naaraan kanssa, mutta paljon hitaammin kuin ainoastaan heteroseksuaalisesti käyttäytyneet koiraat. Vain kahdessa tapauksessa homoseksuaalinen soidinkäyttäytyminen johti parisidokseen, ja näissäkin tapauksissa pingviinit löysivät lopulta uudet parit. Kestävä parisidos kahden samaa sukupuolta olevan pingviinin välillä on siis parhaimmillaankin äärimmäisen harvinaista.

Tutkimuksen mukaan ”yritys ja erehdys” -hypoteesi ei pidä paikkaansa, vaan pingviinit kyllä tunnistavat toistensa sukupuolen. Homoseksuaalisen käyttäytymisen syyksi koirilla arveltiin suurta koiraiden määrää populaatiossa suhteessa naaraisiin (suhde 1,65/1). Tämä myös selittää homoseksuaalisen käyttäytymisen harvinaisuutta naarailla. Toisena, proksimaattisena koiraiden homoseksuaalista käyttäytymistä selittävänä tekijänä pidettiin koiraiden suurta sukupuolihormonien määrää. Koirilla sekä testosteronin että lutenisoivan hormonin tavallista korkeampi määrä sai aikaan tavallista vahvempaa soidinkäyttäytymistä, mikä saattoi johtaa siksi soitimeen myös saman sukupuolen yksilöitä kohtaan.

3.2 Havaijinalbatrossit

Albatrosseja pidetään monogamian mallilajeina ja albatrossit tunnetaan niiden parisidosten kestävyydestä ja parien yhteisvanhemmuudesta. Albatrossit munivat vain yhden munan vuodessa, ja pari hautoo munaa vuorotellen (Young, Zaun & Vanderwerf, 2008). Youngin ja muiden (2008) tekemässä tutkimuksessa havainnoitiin Havaijilla Oahun saarella elävien havaijinalbatrossien (*Phoebastria immutabilis*) pesintää ja huomattiin, että jopa 31% kaikista pesivistä lintupareista oli naaras-naaras-pareja, jotka eivät olleet toisilleen sukua. Tämä on yli kaksi kertaa enemmän samaa sukupuolta olevia pareja kuin mitä aiemmin on havainnoitu luonnossa. Naaraat pysyivät yhdessä useita vuosia, jolloin kummallakin naaraalla oli mahdollisuus tuottaa

jälkeläisiä. Baileyn ja Zukin (2008) katsausartikkelin mukaan naaraiden välillä oli kiintymyksellinen ja kestävä parisidos. Yli puolet naaras-naaras-pareista pysyi yhdessä koko tutkimuksen eli neljän vuoden ajan. Naaras-naaras-parien yksilöiden lisääntymismenestys oli heikompi kuin naaras-koiras -parin lisääntymismenestys, mutta pariutuminen saman sukupuolen yksilön kanssa oli kuitenkin yksilön kelpoisuuden kannalta parempi vaihtoehto kuin parittomaksi jääminen (making the best of a bad job). Youngin ja muiden (2008) mukaan suurta samaa sukupuolta olevien parien määrää selittää selkeästi vinoutunut sukupuolijakauma, jolloin koiraita ei riitä kaikille naaraille (59% saaren yksilöistä oli naaraita) sekä lisäksi lajin luontainen taipumus sosiaaliseen monogamiaan.

Albatrossien käyttäytymisessä on viitteitä sekä yhteispesinnästä (co-operative breeding) että vaihtoehtoista lisääntymisstrategioista (alternative breeding strategies), ja homoseksuaalinen käyttäytyminen voi toimia jopa evolutiivisena voimana (Bailey & Zuk, 2008). Sukupuolijakauman vinoutuminen voi vaikuttaa populaation sosiaaliseen rakenteeseen ja se voi edistää yhteispesintää (Young ym. 2008). Youngin ja Vanderwerfin mukaan (2014) havaijinalbatrosseilla naaraat kilpailevat koiraista, mikä on erittäin harvinaista monomorfisilla lajeilla, ja tämä on myöskin osaltaan voinut vaikuttaa vaihtoehtoisen lisääntymisstrategian syntyyn albatrossinaarilla.

3.3. Seeprapeipot

Seeprapeippo (*Taeniopygia guttata*) on sosiaalisesti monogaminen Australiassa elävä varpuslintu. Seeprapeipponaaras ja -koiras muodostavat elinikäisen parisidoksen ja molemmat osallistuvat pesän rakennukseen, haudontaan ja jälkeläishoitoon. Elie ja muut (2011) tutkivat, johtaako vääristynyt sukupuolijakauma koiras-koiras ja naaras-naaras seeprapeippoparien syntyyn. Tutkimuksessa muokattiin kokeellisesti seeprapeippopopulaation sukupuolijakaumaa niin, että sukupuolijakauma oli selkeästi vinoutunut ja vastakkaisen sukupuolen yksilöitä vain pieni osa populaatiosta, jolloin vastakkaisen sukupuolen kumppaneista oli pulaa. Tämä johti molemmilla sukupuolilla samansukupuolisten parien määrän kasvuun. Sukupuolijakauma voi vinoutua luonnossakin niin, että jopa 73% koko populaatiosta on samaa sukupuolta. Samaa sukupuolta olevia seeprapeippopareja ei kuitenkaan ole tavattu luonnossa, sillä sukupuolijakauman selkeä vinoutuminen on harvinaista. Tämä saattaa johtaa siihen, että homoseksuaalista parinmuodostusta tapahtuu ilman, että sitä on havainnoitu luonnossa.

Tutkimuksessa tutkittiin sosiaalisten vuorovaikutusten laatua ja vakautta samaa sukupuolta olevilla pareilla verrattuna pareihin, jotka ovat vastakkaista sukupuolta. Tutkijat huomasivat, että samaa sukupuolta olevat parit käyttäytyivät kuten heteroparitkin: suhteet ovat voimakkaita, kiintymyksellisiä ja vakaita ja puolison suhteen oltiin valikoivia. Samaa sukupuolta olevat parit sukivat toistensa höyheniä (allopreening), kosiskelivat toisiaan ja jopa yrittivät paritella. Varsinkin koiras-koiras-parit olivat hyvin kestäviä, eikä jo muodostuneita pareja hajottanut edes naaraiden läsnäolo.

Sosiaalisesti monogamisilla lajeilla, kuten seeprapeipolla, parisidos parantaa yksilön selviytymismahdollisuuksia, jolloin pariutuminen samaa sukupuolta olevan yksilön kanssa voi johtua paineesta löytää sosiaalinen pari. Seeprapeippojen homoseksuaalista käytöstä selittääkin parhaiten Zukin (2006) sosiaalisen kumppanuuden (social partnership) hypoteesi.

3.4. Kyyhkyt

Jankowiakin, Tryjanowskin, Hetmanskin ja Skórkan (2018) tutkimuksessa säädeltiin kokeellisesti vankeudessa elävien monogamisten kyyhkyjen (*Columba livia f. urbana*) sukupuolijakaumaa molempiin suuntiin ja tutkittiin vinoutuneen sukupuolijakauman vaikutuksia kummankin sukupuolen pariutumiskäyttäytymiseen. Tarkoituksena oli selvittää homoseksuaalisen pariutumiskäyttäytymisen adaptiivista hyötyä vinoutuneessa sukupuolijakaumassa sekä koiraalle, että naaraalle. Aiemmin tätä oli tutkittu esimerkiksi havaijinalbatrossinaarailla Youngin ym. (2008) tutkimuksessa, mutta kyyhkystutkimuksessa haluttiin tarkastella kumpaakin sukupuolta.

Tutkimuksessa naarasvoittoinen sukupuolijakauma johti yhteensä viiden naaras-naarasparin syntyyn. Tutkijat huomasivat, että naaras-naarasparien välinen parisidos oli kestävä ja parit pystyivät huolehtimaan jälkeläisistä lähes yhtä hyvin kuin naaras-koirasparit. Koirasvoittoinen sukupuolijakauma johti 25 koiraasta vain kahden koiras-koirasparin syntyyn. Koiraiden välinen parisidos oli väliaikainen ja koirilla esiintyi aggressiivista käyttäytymistä toisiaan kohtaan. Koirasparit eivät myöskään onnistuneet kasvattamaan jälkeläisiä, toisin kuin naarasparit. Lisäksi koirilla, joilta otettiin naaraspari pois ja jätettiin yksin, esiintyi seksuaalikäyttäytymistä omia jälkeläisiä kohtaan.

Jankowiakin ja muiden (2018) mukaan kyyhkysnaaraiden homoseksuaalista käyttäytymistä selittää parhaiten yhteishuoltajuus-hypoteesi (alloparenting hypothesis). Monogamisen kyyhky-

lajin naaraille on edullisempaa pariutua toisen naaraan kanssa vinoutuneessa sukupuolijakauksessa kuin olla pariutumatta ollenkaan (making the best out of a bad job). Naaraiden käytös saattaakin olla vaihtoehtoinen lisääntymisstrategia. Koiraiden homoseksuaalista käyttäytymistä taas selittää heterosexual deprivation -hypoteesi, sillä homoseksuaalisesta käyttäytymisestä ei näytä olevan koiraille adaptiivista hyötyä. Koirilla homoseksuaalinen käyttäytyminen on väliaikainen, kestämaton ilmiö, joka johtuu vinoutuneesta sukupuolijakaumasta, kun naaraita ei riitä kaikille (”prison effect”). Homoseksuaalista käyttäytymistä ei ole ennen havainnoitu kyyhkyillä ja tutkimustulokset sopivat yhteen sen alkuoletuksen kanssa, että monogamisten lintulajien naarilla esiintyy homoseksuaalista parisidosta, kun taas monogamisilla koirilla käytöstä ei juuri esiinny.

3.5. Undulaatit

Undulaatit (*Melopsittacus undulatus*) ovat Australiassa eläviä sosiaalisia papukaijalintuja, jotka elävät parvissa. Undulaatit ovat sosiaalisesti monogamisia ja niillä on yhteinen jälkeläishoito. Vankeudessa elävillä undulaateilla naaraat ovat epäsosiaalisia ja koiraita aggressiivisempia, ja lisäksi ne dominoivat koiraita. Koiraat taas ovat hyvin seurallisia. Varsinkin nuorten koiraiden välillä esiintyy vankeudessa usein soidinkäyttäytymistä, joka vastaa naaraiden kanssa tapahtuvaa soidinkäyttäytymistä, ja voidaan siis laskea homoseksuaaliseksi käyttäytymiseksi. On hyvin todennäköistä, että vankeudessa elävien undulaattien käytös ei juuri eroa villien lajitovereidен käytöksestä, mutta undulaattien isojen reviirien vuoksi villejä yksilöitä on hankala tutkia (Abbassi & Burley, 2012).

Homoseksuaalisen käyttäytymisen syyksi undulaattikoirilla tutkijat epäilivät ”soidinharjoittelu”-hypoteesia (courtship practise hypothesis). Hypoteesin mukaan koiraat, joilla esiintyy nuorena paljon samaan sukupuoleen kohdistuvaa soidinkäyttäytymistä, löytävät sukukypsinä helpommin parittelukumppanin ja ovat näin kelpoisuudeltaan muita koiraita parempia. Hypoteesissa on kaksi mahdollista selittäjää. Toisen mukaan soidinliikkeiden harjoittelu toisten koiraiden kanssa parantaa koiraan motorisia taitoja ja näin tekee liikkeistä houkuttelevampia naaraiden silmissä. Toisen mukaan koiraiden kanssa harjoittelu vähentää myöhemmin yksilöiden kynnystä aloittaa soidinesitys. Kynnys saattaa olla korkea johtuen pelosta aggressiivisia naaraita kohtaan.

Abbassi ja Burley (2012) päättivät tutkimuksessaan testata kyseisen hypoteesin paikkansapitävyyttä vankeudessa elävillä koirasundulaateilla. Tutkimuksessa kuitenkin selvisi, että hypoteesi ei pitänyt paikkaansa. Päinvastoin, koirilla, joilla esiintyi paljon homoseksuaalista soidinkäyttäytymistä juveniilivaiheessa oli myöhemmin vaikeuksia saada parittelukumppani, ja koiraat joilla käytöstä ei juuri esiintynyt, pariutuivat nopeammin naaraan kanssa. Koiraat, joilla homoseksuaalista käyttäytymistä esiintyi nuorena runsaasti eivät kuitenkaan aikuisina yrittäneet paritua koiraiden kanssa, eli niillä ei ollut homoseksuaalista mieltymystä. Lisäksi parinmuodostukseen vaikuttivat koiraiden iiristen koko ja pääläen väritys toisten fenotyyppien ollessa naaraiden keskuudessa halutumpia kuin toisten.

Tutkimustulosten perusteella tutkijat esittävät homoseksuaalisen käyttäytymisen syyksi ”leader assesment” -hypoteesia (”johtajan arviointi” -hypoteesi). Sen mukaan koiraat käyttävät homoseksuaalista käyttäytymistä matalakustanteisena mekanismina arvioida sekä omaa, että toisten koiraiden fyysistä kuntoa. Esimerkiksi pään nykimisen intensiteetti saattaa kertoa koiraan yleisestä voimasta. Yleensä tällaista arvioimista esiintyy tapana välttää koiraiden välinen taistelu, mutta tässä tapauksessa käytös saattoi liittyä arviointiin siitä, kuka lintuparvessa johtaa ravinnonetsintää. Heteroseksuaalisissa parvissa koirilla on tapana johtaa ruuanetsintää ja koiraiden välillä on eroa taipumuksessa johtaa parvea. Tutkijoiden mukaan laumaa ravinnon etsinnässä johtavilla uroksilla ei ole tarvetta arvioida toisten kuntoa, jolloin ne torjuvat muiden koiraiden aloitteet sukimisella ja muulla toiminnalla. Tämä selittäisi negatiivisen korrelaation homoseksuaalisen käyttäytymisen ja parittelumenestyksen välillä. Tutkimuksen mukaan sosiaalisen sukimisen (allopreening) ja muun kiintymyksellisen, heteroseksuaalisen parisidoksen ulkopuolella tapahtuvan käyttäytymisen tutkiminen voi auttaa ymmärtämään paremmin parvilintujen sosiaalisia suhteita.

3.6. Valkoiibikset

Metyylielohopea (MeHg) on biologinen ja yleisin luonnossa esiintyvä elohopean muoto. Se on voimakas teratogeeni, hermomyrkkö sekä endokriinisen hormonintuotannon häiritsijä ja sitä esiintyy kaikkialla luonnossa. Varsinkin trofiatason yläpäässä olevat vesilinnut ovat vaarassa altistua suurille metyylielohopeapitoisuuksille. Vesilintuja onkin käytetty mallilajeina metyylielohopean vaikutusten tutkimisessa. Eri tutkimukset ovat osoittaneet luonnossa esiintyvien pitoisuuksien vaikuttavan muun muassa lisääntymismenestykseen, muninnan vähentymiseen, poikasten kuoriutumisen onnistumiseen, kehityshäiriöiden lisääntymiseen sekä vanhempien ja

poikasten muuntuneeseen käyttäytymiseen vesilinnuilla. Kuitenkin metyylielohopean vaikutukset vesilintujen lisääntymis- ja seksuaalikäyttäytymiseen ovat huonosti tunnettuja (Frederick & Jaysena, 2011).

Frederick & Jaysena (2011) selvittivät metyylielohopea-altistuksen vaikutuksia soitimeen, parinmuodostuskäyttäytymiseen sekä lisääntymismenestykseen vesilinnuilla, esimerkkilajinaan valkoiibis (*Eudocimus albus*). Tutkimuksessa vankeudessa elävät valkoiibikset altistettiin metyylielohopeapitoisuuksille, jotka vastaavat luonnossa esiintyviä pitoisuuksia. Tutkimuksessa selvisi, että pitkäaikainen, ravinnon mukana saatava metyylielohopea-altistus johti muuntuneeseen soidinkäyttäytymiseen valkoiibiskoiraille, korkeaan koiras-koiras-parien määrään (55% koiraista) sekä lisääntyvien parien pienempään poikastuottoon. Koiraille homoseksuaalista käyttäytymistä tapahtui aikana, jolloin myös paritumattomia naaraista oli runsaasti. Villin, metyylielohopealle altistumattoman valkoiibispopulaation koiraille homoseksuaalista käyttäytymistä ei havaittu.

Mekanismeja, jolla metyylielohopea vaikuttaa koiras-koiras-parien muodostukseen ei kunnolla tunneta, mutta se saattaa toimia välittäjänä lintujen käytöksen ja endokriinisen hormonintuotannon välillä. Linnuilla soidinkäyttäytyminen on yhteydessä steroidihormonien tasoon, ja tässä tutkimuksessa metyylielohopea vaikutti estradioli- ja testosteronihormonien eritykseen koiraille varsinkin soittimen aikana. Tutkimus osoittaa, että myrkyillä, kuten metyylielohopealla voi olla suuri vaikutus lintujen lisääntymiskäyttäytymiseen ja sitä kautta myös villien lintulajien populaatioiden rakenteeseen.

4. Yhteenveto ja pohdinta

Homoseksuaalisen käyttäytymisen syiden kirjo lintu- sekä muilla eläinlajeilla on suuri, ja hypoteeseja käyttäytymiselle on lähes yhtä monta kuin lajeja, joilla homoseksuaalista käyttäytymistä esiintyy. Kiinnostavaa on myös, että tutkijat näyttävät olevan osittain eri mieltä siitä, mikä edes lasketaan homoseksuaaliseksi käyttäytymiseksi. Poianin (2010) mukaan pelkkä saman sukupuolen yksilöiden välistä parisidosta ei voi laskea homoseksuaaliseksi käyttäytymiseksi ellei yksilöiden välillä esiinny selvää seksuaalikäyttäytymistä, kuten parittelu- tai soidinkäyttäytymistä. Kuitenkin Bailey & Zuk (2009) laskevat parisidoksen homoseksuaaliseksi käyttäytymiseksi riippumatta siitä, esiintyykö yksilöiden välillä esimerkiksi parittelukäyttäytymistä.

Useiden esimerkkilajien välillä esiintyi nimenomaan parisidosta, ja yksilöiden välillä mainittiin olevan kiintymyksellistä muttei kuitenkaan aina seksuaalista käyttäytymistä. Kyseinen käyttäytyminen saattaakin joillain lajia toimia vaihtoehtoisena lisääntymisstrategiana epätavallisissa olosuhteissa ja näin muokata populaatioiden rakennetta.

Lisäksi homoseksuaalinen käyttäytyminen on usein monisyistä ja siihen vaikuttavat niin ultimaattiset kuin proksimaattisetkin tekijät usein samaan aikaan. Tiedetään, että hormoneilla on vaikutusta eläinten seksuaalikäyttäytymiseen Proksimaattisista tekijöistä mainittiin myrkyt, kuten metyylielohopea. Olisikin kiinnostavaa tietää ja tutkia, miten esimerkiksi luonnonvesissä esiintyvät, ehkäisypillereistä aiheutuneet sukupuolihormonijäämät vaikuttavat vesilintujen seksuaalikäyttäytymiseen. Nythän on jo tiedossa, että sukupuolihormonit vaikuttavat kaloilla esimerkiksi sukupuolijakaumiin ja vääristävät niitä. Toivonkin, että tätä asiaa tutkittaisiin.

Tulevaisuudessa tutkimus keskittyyneen kuitenkin homoseksuaalisen käyttäytymisen evolutiivisiin seurauksiin eri lajeilla. Homoseksuaalinen käyttäytyminen voi jopa joillain lajeilla muokata populaatiodynamiikkaa ja näin toimia evolutiivisena voimana. Esimerkiksi havaijinalbatsosseilla ”ylimääräisten” naaraiden pariutuminen keskenään voi johtaa koiraiden ja naaraiden välillä kestävämpään parisidokseen, mutta myös kasvattaa koiraiden kelpoisuutta, kun lisääntyminen useamman kuin yhden yksilön kanssa on mahdollista rikkomatta parisidosta (Bailey & Zuk, 2009). Todennäköisesti myös muillakin lintulajeilla homoseksuaalinen käyttäytyminen saattaa aiheuttaa evolutiivisia seurauksia ja näistä olisi kiinnostavaa kuulla tulevaisuudessa lisää.

5. Lähteet

- Abbassi, P., & Burley, N. T. (2012). Nice guys finish last: Same-sex sexual behavior and pairing success in male budgerigars. *Behavioral Ecology*, 23(4), 775-782. doi:10.1093/beheco/ars030
- Adkins-Regan, E. (2002). Development of sexual partner preference in the zebra finch: A socially monogamous, pair-bonding animal. *Archives of Sexual Behavior*, 31(1), 27-33. doi:10.1023/A:1014023000117
- Bailey, N. & Zuk, M. (2009). Same-sex sexual behavior and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(8), 439-446. doi:10.1016/j.tree.2009.03.014
- Davies, N. B., Krebs, J. R., & Stuart, A. (2012). *An introduction to behavioural ecology* (4th ed.) Wiley-Blackwell.
- Elie, J., Mathevon, N. & Vignal, C. (2011). Same-sex pair-bonds are equivalent to male—female bonds in a life-long socially monogamous songbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(12), 2197-2208. doi:10.1007/s00265-011-1228-9
- Frederick, P., & Jayasena, N. (2011). Altered pairing behaviour and reproductive success in white ibises exposed to environmentally relevant concentrations of methylmercury. *Proceedings: Biological Sciences*, 278(1713), 1851-1857. doi:10.1098/rspb.2010.2189
- Jankowiak, Ł., Tryjanowski, P., Hetmański, T., & Skórka, P. (2018). Experimentally evoked same-sex sexual behaviour in pigeons: Better to be in a female-female pair than alone. *Scientific Reports*, 8(1), 1654-7. doi:10.1038/s41598-018-20128-3
- MacFarlane, G. R., Blomberg, S. P., Kaplan, G., & Rogers, L. J. (2007). Same-sex sexual behavior in birds: Expression is related to social mating system and state of development at hatching. *Behavioral Ecology*, 18(1), 21-33. doi:10.1093/beheco/arl065
- MacFarlane, G., Blomberg, S. & Vasey, P. (2010). Homosexual behaviour in birds: Frequency of expression is related to parental care disparity between the sexes. *Animal Behaviour*, 80(3), 375-390. doi:10.1016/j.anbehav.2010.05.009

- Pincemy, G., Dobson, F. S., & Jouventin, P. (2010). Homosexual mating displays in penguins. *Ethology*, 116(12), 1210-1216. doi:10.1111/j.1439-0310.2010.01835.x
- Poiani, A. (2010). *Animal homosexuality: A biosocial perspective* Cambridge University Press.
- Sommer, V., & Vasey, P. L. (2006). *Homosexual behaviour in animals : An evolutionary perspective* Cambridge University Press.
- Starck, J. M. (1998). *Avian growth and development: Evolution within the altricial-precocial spectrum* Retrieved from <https://oula.finna.fi/PrimoRecord/pci.faoagrisUS201300021573>
- Wagner, R. H. (1996). Male-male mountings by a sexually monomorphic bird: Mistaken identity or fighting tactic? *Journal of Avian Biology*, 27(3), 209-214.
doi:10.2307/3677224
- Young, L. C., Zaun, B. J. & VanderWerf, E. A. (2008). Successful same-sex pairing in Laysan albatross. *Biology Letters*, 4(4), 323-325. doi:10.1098/rsbl.2008.0191
- Young, L. C., & VanderWerf, E. A. (2014). Adaptive value of same-sex pairing in Laysan albatross. *Research*, 281(1775), 20132473. Retrieved from <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rspb.2013.2473>
- Zuk, M. & Bailey N. W. (2008). Birds gone wild: Same-sex parenting in albatross. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(12), 658-660. doi:10.1016/j.tree.2008.08.004